

Université de Montréal

**Les effets de la présence d'une audience et de la
condition sur les préférences d'appariement des femelles
diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*)**

Par

Alexandra Belzile

Département de Sciences biologiques

Faculté des Arts et sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de Maîtrise ès sciences (M.Sc.)
en sciences biologiques

Août, 2012

© Alexandra Belzile, 2012

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :

Les effets de la présence d'une audience et de la condition sur les préférences
d'appariement des femelles diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*)

Présenté par :

Alexandra Belzile

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Daniel Boisclair

.....
président-rapporteur

Frédérique Dubois

.....
directrice de recherche

Jean-François Giroux

.....
membre du jury

Résumé

Le choix de partenaire est souvent considéré comme étant le résultat d'une simple interaction, mais, en nature, l'environnement social dans lequel les animaux communiquent correspond généralement à un réseau d'émetteurs et de récepteurs. La présence de congénères, de rivaux, et même de prédateurs durant le choix de partenaire peut avoir plusieurs répercussions sur ce choix. Être observé par une audience composée de congénères de même sexe peut pousser certaines espèces à modifier le niveau d'expression de leurs préférences, et même à modifier ces préférences pour réduire la compétition ou éviter d'être imitées. La préférence de plusieurs femelles diamant mandarin pour deux mâles a été mesurée en absence et en présence d'une audience femelle pour déterminer si la présence de rivales a des effets sur le choix de partenaire des femelles. De plus, afin de déterminer si ces effets varient en fonction de la qualité des femelles focales et audience, la condition de plusieurs femelles a été altérée en diminuant leur capacité à voler. Selon les résultats, les femelles diminuent leur niveau de sélectivité suite à l'ajout d'une audience femelle, et l'intensité des interactions mâle-femelle dépend de la condition des femelles focales. Les femelles ajustent leur comportement surtout pour éviter d'être imitées et non en fonction de leur condition. Cependant, ces deux mécanismes peuvent affecter les femelles simultanément.

Mots-clés

Préférences d'appariement, audience, condition physique, imitation du choix de partenaire, choix mutuel, diamant mandarin

Abstract

Mate choice is often considered as the result of a simple interaction, but, in the wild, the social environment in which animals communicate generally corresponds to a network of several signallers and receivers. The presence of conspecifics, rivals, and even predators during mate choice can have many repercussions on that choice. Being observed by an audience of same-sex conspecifics can drive some species to alter the level of expression of their preferences, and even to modify those preferences to reduce competition or avoid being copied. The preference of several zebra finch females for two males was measured without and with a female audience to determine if the presence of an audience alters female mate choice. Moreover, to determine if these effects vary according to focal and audience females' condition, the condition of several females was altered by diminishing their flying ability. According to the results, females lower their level of selectivity following the addition of an audience, and the intensity of male-female interactions depends on the focal females' condition. Our findings suggest that females mainly adjust their behavior to avoid being copied and not according to their condition. However, these two mechanisms might have affected the females' mating preferences simultaneously.

Keywords

Mate preference, audience effects, physical condition, mate choice copying, mutual choice, zebra finch

Table des matières

Résumé	i
Abstract	ii
Liste des figures	v
Liste des sigles et abréviations	vi
Dédicace	vii
Remerciements	viii
Chapitre 1 - Introduction générale	1
La sélection sexuelle	2
Le choix de partenaire chez les espèces monogames	3
L'utilisation d'information publique lors du choix de partenaire	3
Les effets de la présence d'une audience lors du choix de partenaire	6
Ajustement des préférences en fonction de sa qualité par rapport à celle de rivaux	9
Objectifs et hypothèses de travail	11
Contribution des coauteurs	14
Chapitre 2 - Méthodologie	15
Sujets	16
Expérience de choix de partenaire	17
Dispositif expérimental	17
Protocole	18
<i>Mesure des préférences sans audience</i>	19
<i>Mesure des préférences avec audience femelle</i>	20
Modification de la condition des femelles	20
Analyses statistiques	21
Effets de la condition des femelles focales sans audience	21
Comparaisons entre les deux conditions (avec et sans audience)	22
Effets de la condition des femelles focales et audience	22

Chapitre 3 - Do zebra finch females alter their mating preferences in the presence of rivals to prevent mate-choice copying?	24
Abstract	25
Introduction	26
Materials and methods	29
Ethics statement.....	29
Animals and housing conditions	30
Experimental procedure	30
<i>Mate-choice apparatus</i>	30
<i>Procedure</i>	32
<i>Alteration of the females' condition</i>	33
Statistical analyses	34
Results	35
Discussion	39
Acknowledgements	42
References	43
Chapitre 4 - Discussion & conclusions générales	46
Effets de la présence d'une audience et de la condition sur la sélectivité.....	47
Effets de la présence d'une audience et de la condition sur l'intensité des interactions avec les mâles	49
Effets de la présence d'une audience et de la condition sur l'expression des préférences ..	50
Critiques et limitations	50
Références	53

Liste des figures

Chapitre 3

Fig. 1 Top view of the test apparatus. A = male compartment, B = choice compartment, C = end compartment, and D = observation compartments. The grey lines represent perches and the black lines represent partitions that are opaque (full lines) or transparent (dashed lines). In the choice compartment (B), the darker perch corresponds to the neutral zone and the other perches correspond to the choice zone.

Fig. 2 Mean (\pm SE) of the differences between the relative time females spent in front of the initially non-preferred male with and without an audience.

Fig. 3 Mean (\pm SE) of the differences between the relative time females spent in the choice zone with and without an audience.

Fig. 4 Mean (\pm SE) of the differences between the relative time females spent facing the males with and without an audience.

Liste des sigles et abréviations

± : plus ou moins

°C : Degré Celsius

AA et CC : femelles altérées testées en présence de femelles altérées

A et C : condition altérée

AI et CU : femelles altérées testées en présence de femelles intactes

ANOVA : analyse de variance

cm : centimètre

df : degrés de liberté

h : heure

IA et UC : femelles intactes testées en présence de femelles altérées

I et U : condition intacte

II et UU : femelles intactes testées en présence de femelles intactes

m : mètre

min : minute

n : nombre de femelles

SE : erreur standard

À ma mère

Remerciements

Rien de tout ce que j'ai accompli au cours des deux dernières années n'aurait été possible sans ma directrice de recherche, Frédérique Dubois. Elle m'a non seulement accueillie au sein de son laboratoire, mais elle m'a aussi guidée tout au long de ma maîtrise. Merci beaucoup pour la confiance que tu m'as accordée et pour tes précieux conseils. Les membres de son laboratoire m'ont également beaucoup aidée. Merci Patricia Rosa, Karine Larose, Laure Cauchard et Mewen Le Hô pour votre présence constante, votre patience et tout ce que vous m'avez apporté. Patricia, tu as été non seulement un guide, une collègue, mais aussi une amie. Je n'oublierai jamais tous ces moments passés ensemble, que ce soit au laboratoire ou ailleurs. Bonne chance dans la continuation de tes études, tu es vraiment très courageuse. Karine, merci pour ton aide et, surtout, pour tes cours de tricot! Bonne chance dans ta nouvelle vie loin d'ici, je pense à toi très fort.

Mes amis ont également été d'un grand soutien tout au long de ma maîtrise, merci beaucoup de toujours être là pour moi. Une mention spéciale à Tanya Drapeau, Geneviève Zaloum et aux oiseaux de proie, vous avez été d'un grand soutien moral et psychologique!

Finalement, je tiens à remercier mes plus grands fans, ma famille. Ils m'ont toujours encouragée à me dépasser et à ne jamais abandonner. Tout ceci, je l'ai fait pour vous et grâce à vous.

Chapitre 1

Introduction générale

La sélection sexuelle

La sélection sexuelle, un processus proposé par Darwin (1871), permet d'expliquer l'évolution de caractères qui servent à faciliter l'accès aux partenaires sexuels. Elle se divise en deux composantes : la sélection intra-sexuelle et la sélection intersexuelle. La sélection intra-sexuelle correspond à la compétition entre des individus de même sexe, habituellement les mâles, pour des partenaires. Elle résulte en l'évolution de caractères sexuels secondaires qui procurent un avantage compétitif lors d'affrontements physiques. Pour ce qui est de la sélection intersexuelle, elle correspond aux préférences d'individus de même sexe, généralement les femelles, pour des caractères portés par des partenaires du sexe opposé. Elle mène à l'évolution de caractères sexuels secondaires qui indiquent la qualité et qui ne procurent aucun avantage en termes de survie.

En raison de l'anisogamie, les femelles devraient être plus exigeantes que les mâles en ce qui concerne le choix d'un partenaire puisqu'elles sont limitées par la quantité de gamètes qu'elles peuvent produire et qu'elles ont donc intérêt à choisir un partenaire de bonne qualité pour maximiser leur investissement (principe de Bateman, 1948). Les mâles, au contraire, sont peu limités à ce niveau et ont d'avantage intérêt à s'accoupler avec le plus de partenaires possible, quelle que soit leur qualité, pour augmenter leur succès reproducteur. Cependant, l'effort total de reproduction ne se limite pas à la production de gamètes. En effet, il faut également tenir compte de l'énergie dépensée pour trouver un partenaire et pour prendre soin des petits. Par conséquent, c'est le sexe qui investit le plus dans sa

descendance qui est le plus sélectif envers son partenaire et qui limite donc le succès reproducteur du sexe qui investit le moins (principe de Trivers, 1972).

Le choix de partenaire chez les espèces monogames

Chez les espèces monogames, un régime d'appariement où les mâles et les femelles ne se reproduisent le plus souvent qu'avec un seul partenaire par période de reproduction, les deux parents peuvent être sélectifs (ex. Burley et Coopersmith, 1987). Ce régime est retrouvé lorsque les femelles refusent de s'unir à des mâles déjà accouplés, ou lorsque le succès reproducteur des mâles est maximisé en s'associant à une seule femelle. Le partenaire social ne correspond toutefois pas nécessairement au partenaire sexuel dont est issue la descendance, car les mâles et les femelles de plusieurs espèces recherchent activement des copulations hors-couple (Dunn et al., 1999; Smith, 1988; Wagner, 1991).

L'utilisation d'information publique lors du choix de partenaire

En nature, l'environnement social dans lequel les animaux communiquent correspond généralement à un réseau d'émetteurs et de récepteurs (Matos et Schlupp, 2005; McGregor et Peake, 2000). Un individu peut baser ses décisions sur l'information qu'il a acquise par l'échantillonnage direct de son environnement (information personnelle, Valone et Templeton, 2002), mais il peut aussi se fier à des indices sociaux émis par ses congénères (Dall et al., 2005). Ces indices sociaux se divisent en deux catégories : les indices sociaux discrets et les indices sociaux continus. Les premiers indiquent la présence ou l'absence

d'individus (information sociale), alors que les seconds renseignent sur la qualité de la ressource convoitée et donc sur la performance des individus qui l'exploitent (information publique, Danchin et al., 2004; Valone, 1989; Valone et Templeton, 2002). Lorsque l'information personnelle et l'information publique sont contradictoires, l'individu doit choisir sur quelle information il basera sa décision (Valone et Templeton, 2002).

Dans le contexte du choix de partenaire, l'information publique peut être utilisée afin d'évaluer la qualité de partenaires potentiels (ex. Alcock et Pyle, 1978). Dans certains cas, cette information peut même mener à l'imitation du choix de partenaire de congénères (Dugatkin, 1996; Gibson et Höglund, 1992; Pruett-Jones, 1992). En effet, après avoir observé le choix de partenaire de congénères du même sexe, certains individus préfèrent les individus choisis par leurs congénères (Pruett-Jones, 1992). L'étude de ce phénomène a débuté chez des espèces polygynes où les mâles se regroupent en leks, des zones où ils paraded et où les femelles vont pour s'accoupler (Bradbury et Gibson, 1983; Gibson et Hoglund, 1992). Comme les femelles de ces espèces imitent le choix de partenaire de leurs congénères, seuls quelques mâles parviennent à s'accoupler (Bradbury et Gibson, 1983; Gibson et Hoglund, 1992).

Chez les espèces monogames, l'imitation du choix de partenaire peut servir à choisir des partenaires phénotypiquement semblables à ceux qui sont préférés par les congénères (Drullion et Dubois, 2008; Swaddle et al., 2005) ou à solliciter des copulations hors-couple avec des individus appariés (Doucet et al., 2004; Dubois, 2007). Un modèle de théorie des

jeux soulignant le rôle de l'imitation du choix de partenaire dans les copulations hors-couple chez les espèces monogames a été développé par Dubois (2007). Selon ce modèle, seules les femelles qui ont une forte probabilité de s'accoupler avec un partenaire de meilleure qualité en imitant le choix de leurs congénères qu'en ne l'imitant pas devraient imiter. Ce modèle prédit également que, lorsqu'il est peu probable que les femelles modèles commettent une erreur en estimant la qualité des mâles, la proportion de femelles qui imitent devrait être maximale.

Imiter le choix de partenaire de congénères permet de passer moins de temps à la recherche d'un partenaire et donc de dépenser moins d'énergie et de diminuer le risque de mortalité due à la prédation (Dugatkin et Höglund, 1995; Pruett-Jones, 1992; Real, 1991; Stöhr, 1998). De plus, l'imitation diminue le risque de choisir un partenaire de mauvaise qualité lorsqu'il est difficile de distinguer les partenaires potentiels puisque, si un partenaire potentiel a été choisi par d'autres congénères, il est probablement de bonne qualité (Losey et al., 1986; Sirot, 2001; Stöhr, 1998). Comme les jeunes individus ont moins d'expérience et ont donc plus de difficultés à distinguer les partenaires potentiels, ils devraient imiter plus souvent que leurs aînés. C'est ce qui a été démontré par Dugatkin et Godin (1993) chez le poisson *Poecilia reticulata*. En effet, selon cette étude, les jeunes femelles imitent le choix de partenaire de femelles expérimentées, alors que ces-dernières ne sont pas influencées par le choix de partenaire des jeunes femelles.

Les effets de la présence d'une audience lors du choix de partenaire

Les individus qui observent les interactions entre d'autres individus peuvent obtenir de l'information publique quant à leur capacité à combattre (Oliveira et al., 1998), leur qualité (Alcock et Pyle, 1978), leur condition, leur motivation, etc. et ce, sans véritables coûts et risques (McGregor et Peake, 2000). Par contre, la simple présence d'une audience (c.-à-d. d'individus qui observent) peut affecter le comportement des émetteurs qui sont observés et/ou des récepteurs (Matos et Schlupp, 2005). Les premières études à avoir employé les termes audience et effets d'une audience s'intéressaient à l'effet de la présence de congénères sur la fréquence des cris d'alarme et d'alimentation chez le poulet domestique (*Gallus gallus domesticus*, ex. Evans et Marler, 1984). En présence de congénères, les mâles du poulet domestique augmentent le nombre de cris d'alarme servant à prévenir de la présence d'un prédateur aérien (Gyger et al., 1986; Karakashian et al., 1988). En effet, lorsqu'on additionne les résultats des six mâles testés par Gyger et al. (1986), on obtient que les mâles ont fait deux cris d'alarme sans audience, 18 en présence de leur partenaire, et 28 en présence d'une femelle connue autre que leur partenaire. Les mâles n'augmentent cependant pas le nombre de cris d'alarme servant à prévenir de la présence d'un prédateur au sol (Marler et Evans, 1996). Une audience femelle suscite également des cris alimentaires, alors que ce n'est pas le cas pour une audience mâle (Marler et al., 1986). Plusieurs expériences sur les effets de la présence d'une audience ont ensuite suivi, entre autres au sujet de la communication intra-sexuelle agressive chez les mâles du poisson combattant (*Betta splendens*). Doutrelant et al. (2001) ont montré qu'en présence d'une audience femelle, les mâles de cette espèce augmentent l'intensité des signaux qui peuvent

être utilisés pour communiquer avec les mâles et les femelles (nombre moyen de battements de queue : avec audience femelle : 68 ± 14 battements, sans audience femelle : 50 ± 12 battements; temps moyen (s) passé avec les opercules soulevées : avec audience femelle : 166 ± 21 s, sans audience femelle : 139 ± 21 s), et diminuent les signes d'agressivité dirigés vers les mâles (temps moyen (s) passé à une distance plus petite que la longueur d'un poisson de la cloison séparant les deux mâles : avec audience femelle : 237 ± 46 s, sans audience femelle : 343 ± 51 s; nombre moyen de morsures (\pm SE) : avec audience femelle : 24 ± 7 morsures, sans audience femelle : 40 ± 10 morsures).

Dans le cadre du choix de partenaire, la présence de congénères, de rivaux, et même de prédateurs peut avoir plusieurs répercussions sur le comportement des individus qui choisissent. La simple présence d'une audience composée de congénères de même sexe peut pousser certaines espèces à modifier le niveau d'expression de leurs préférences et même à modifier ces préférences pour éviter la compétition ou pour éviter d'être imitées (ex. Dubois et Belzile, 2012; Plath et al., 2008). Bien que l'imitation du choix de partenaire procure plusieurs avantages aux individus qui imitent, cela engendre plusieurs coûts pour les individus qui sont imités. Par exemple, le succès reproducteur des mâles est diminué lorsqu'ils sont imités puisque, la femelle s'accouplant avec plusieurs mâles, leur chance de paternité est réduite. Pour les femelles, être imitées peut non seulement entraîner de la compétition pour les soins parentaux prodigués par le mâle (Slagsvold et Lifjeld, 1994), mais aussi la désertion du mâle. Comme ces coûts sont importants, il pourrait être avantageux pour les individus observés durant leur choix de partenaire de diminuer

l'expression de leurs préférences afin d'éviter d'être imités. Pour la même raison, il pourrait également être avantageux pour eux d'afficher une préférence pour des partenaires de mauvaise qualité afin de berner les individus qui les observent. Plath et al. (2008) ont observé ces stratégies chez les mâles du poisson *Poecilia mexicana*, une espèce polygyne. L'imitation du choix de partenaire est utilisée chez plusieurs espèces du genre *Poecilia*, autant chez les mâles (ex. Schlupp et Ryan, 1997) que chez les femelles (ex. Schlupp, Marler et Ryan, 1994). Selon l'étude de Plath et al. (2008), les mâles *Poecilia mexicana* diminuent l'expression de leurs préférences (21.2 ± 21.6 s passées en zone neutre sans audience contre 130.4 ± 18.3 s avec audience) et passent plus de temps devant la femelle initialement non préférée lorsqu'ils effectuent un choix de partenaire en présence d'une audience mâle. Ces effets ont également été observés chez les femelles de cette espèce, mais ils sont moins importants que chez les mâles (Plath et al., 2009). Cela peut s'expliquer par le fait que la compétition pour des partenaires est beaucoup plus intense chez les mâles, et que les femelles forment des bancs constitués en grande majorité de femelles (Plath et Schlupp, 2008), ce qui signifie qu'elles effectuent généralement leur choix de partenaire en présence d'autres femelles.

Chez le diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*), un oiseau socialement monogame chez qui les mâles et les femelles prodiguent des soins parentaux (Zann, 1996) et sont sélectifs dans leur choix de partenaire (Burley et Coopersmith, 1987), une étude récente (Dubois et Belzile, 2012) s'est intéressée aux effets de la présence d'une audience mâle sur le choix de partenaire des mâles. Selon cette étude, les mâles ne diminuent pas l'expression de leurs

préférences, mais passent plus de temps devant la femelle initialement non préférée lorsqu'ils effectuent un choix de partenaire en présence de compétiteurs. Cependant, ce n'est pas pour réduire le risque d'être imités que les mâles sont moins sélectifs puisque, chez le diamant mandarin, les mâles n'imitent pas le choix de partenaire de leurs congénères (Côté, 2006) et ne risquent donc pas d'être imités. Ils ajustent plutôt leurs préférences d'appariement en fonction de leur qualité par rapport à celle de leurs rivaux. En présence de rivaux de meilleure qualité, il faut se montrer moins exigeant et préférer les partenaires avec lesquels il est plus probable de parvenir à s'accoupler.

Contrairement aux mâles, les femelles diamant mandarin ont tendance à imiter le choix de partenaire de leurs congénères (Doucet et al., 2004; Drullion et Dubois, 2008; Rosa et al., 2012; Swaddle et al., 2005), et pourraient donc ajuster leur niveau de sélectivité lorsqu'elles sont observées par une audience femelle afin d'éviter d'être imitées. Cependant, comme les deux sexes sont sélectifs chez le diamant mandarin (Burley et Coopersmith, 1987) et qu'il est donc possible d'être rejeté par un partenaire potentiel qui a de meilleures alternatives, les femelles pourraient elles aussi ajuster leur niveau de sélectivité en fonction de leur qualité par rapport à celle de leurs rivales.

Ajustement des préférences en fonction de sa qualité par rapport à celle de rivaux

Rechercher un partenaire occasionne des coûts en termes de temps, d'énergie et de risque

de prédation (Reynolds et Gross, 1990). Chez les espèces où la compétition pour l'accès à des partenaires est féroce, cela peut également engendrer des blessures physiques très coûteuses (ex. Clutton-Brock, 1982). Pour certains individus, ces coûts peuvent parfois être plus importants que les avantages liés à l'accouplement avec un partenaire de bonne qualité (Cotton et al., 2006). Ces individus de moins bonne qualité auraient donc plutôt intérêt à être moins sélectifs et à choisir des partenaires qui, comme eux, sont de moins bonne qualité et ce, dès le départ. Un modèle de théorie des jeux de choix de partenaire développé par Fawcett et Johnstone (2003) fait les mêmes prédictions (voir aussi Härdling et Kokko, 2005). Dans ce modèle, des mâles de qualité variable se disputent l'accès à des femelles et tentent de se les approprier jusqu'au moment de l'accouplement. Ce modèle prédit que la préférence des mâles de meilleure qualité, qui sont de meilleurs compétiteurs, pour les femelles de meilleure qualité est plus forte que celle des mâles de mauvaise qualité. Il prédit également que ces derniers peuvent même préférer les femelles de moins bonne qualité.

Lorsque le choix de partenaire est bidirectionnel, c'est-à-dire que les mâles et les femelles participent au choix de partenaire, un individu de mauvaise qualité ne peut s'accoupler avec un partenaire de bonne qualité que si ce dernier n'a pas d'autres alternatives. Si ce partenaire potentiel a le choix entre plusieurs partenaires de qualité variable, il risque de s'accoupler avec ceux qu'il considère comme étant de meilleure qualité (préférence « idéalisée »). En présence de rivaux de meilleure qualité, un individu devrait donc se montrer moins exigeant et préférer les partenaires avec lesquels il est plus probable qu'il

parvienne à s'accoupler (préférence « réalisée »). De plus, même s'il parvenait à s'accoupler avec un partenaire de bonne qualité, ce dernier pourrait l'abandonner, passer plus de temps à la recherche de copulations hors-couple et/ou prodiguer moins de soins parentaux aux jeunes (Burley, 1986, 1988). Il est donc préférable pour un individu de mauvaise qualité de choisir un partenaire de qualité semblable.

Chez le diamant mandarin, une étude réalisée par Burley et Foster (2006) a démontré que les femelles ajustent leur niveau de sélectivité en fonction de leur condition lorsqu'elles effectuent un choix de partenaire (voir aussi Holveck et Riebel, 2010; Holveck et al., 2011). Selon cette étude, les femelles diamant mandarin passent moins de temps devant les mâles de meilleure qualité suite à l'altération de leur condition et ce, même si aucune rivale n'est présente. L'ajout de compétitrices devrait grandement accentuer ces résultats puisque, les mâles ayant plusieurs alternatives, il est d'autant plus probable que les femelles de moins bonne qualité soient rejetées et donc qu'elles diminuent leur niveau de sélectivité.

Objectifs et hypothèses de travail

La présente étude a pour objectif d'évaluer si la présence d'une audience femelle influence le choix de partenaire des femelles chez le diamant mandarin. Elle vise également à déterminer si ces effets varient en fonction de la qualité des femelles focales et de celle des femelles constituant l'audience. Pour déterminer si la présence d'une audience femelle a des effets sur le choix de partenaire des femelles, la préférence de plusieurs femelles pour deux mâles, les interactions entre les femelles et les mâles, et le temps passé à choisir seront

comparés en absence et en présence de deux femelles audience. La condition (et donc la qualité) des femelles focales sera intacte ou altérée, et elles seront testées en présence de femelles dont la condition sera également intacte ou altérée.

On s'attend à ce que toutes les femelles soient affectées par la présence de rivales durant leur choix de partenaire. Elles ajusteront leur comportement en fonction de leur qualité et/ou pour éviter d'être imitées. Si les femelles ajustent leur comportement en fonction de leur qualité, celles qui sont altérées passeront moins de temps à choisir pour éviter la compétition, et elles diminueront leur niveau de sélectivité plus que celles qui sont intactes. Cette diminution devrait être plus importante en présence de femelles intactes étant donné qu'en présence de rivaux de meilleure qualité, un individu devrait se montrer moins exigeant et préférer des partenaires avec lesquels il est plus probable qu'il parvienne à se reproduire. Les femelles altérées vont également diminuer l'intensité de leurs interactions avec les mâles pour éviter la compétition. Par contre, si les femelles ajustent leur comportement pour éviter d'être imitées, les femelles intactes vont passer moins de temps à choisir. Les femelles de meilleure qualité ont plus de chances d'être imitées puisque, chez les espèces où le choix de partenaire est mutuel, les couples sont généralement assortis (Hill et Ryan, 2006). Les femelles intactes vont aussi diminuer leur niveau de sélectivité plus que les femelles altérées pour envoyer de fausses informations. Cette diminution devrait être plus importante en présence de femelles altérées parce qu'elles sont plus susceptibles d'imiter à cause de leur capacité d'échantillonner réduite par leur condition. Finalement, les femelles intactes diminueront l'intensité de leurs interactions avec les mâles pour éviter

d'être imitées. Toutefois, ces deux hypothèses pourraient affecter les femelles de façon non-exclusive.

Étudier le choix de partenaire en présence d'une audience permettra de simuler des conditions plus naturelles que celles qui sont généralement simulées pour l'étude du choix de partenaire en laboratoire. Comme les diamants mandarins sont des oiseaux grégaires qui forment des colonies composées de quelques couples à une cinquantaine de couples (Zann, 1996), ils sont généralement entourés de congénères. La densité des nids varie entre 0.7 à 76 nids par hectare (Zann, 1996). Dans certaines colonies, il peut y avoir plusieurs nids dans le même buisson alors que dans d'autres, il ne peut y avoir qu'un seul nid par buisson (Zann, 1996). La densité de femelles et de mâles utilisée dans la présente étude ne représente donc pas toutes les colonies retrouvées en nature, mais elle se rapproche beaucoup plus de la réalité que les tests de choix de partenaire habituels. Les résultats obtenus permettront ainsi de mieux comprendre le choix de partenaire des femelles en nature. Ils permettront également d'expliquer le maintien de la variation phénotypique entre les mâles d'une même population malgré une sélection sexuelle apparemment directionnelle par l'imitation du choix de partenaire. En effet, si les femelles diminuent leur niveau de sélectivité en présence de rivales, que ce soit pour éviter d'être imitées ou pour s'assurer d'être appariées, cela signifie qu'elles choisissent des mâles de qualité variable. Ce mécanisme pourrait donc contribuer au maintien de différences phénotypiques entre les mâles.

Contribution des coauteurs

L'article "Do zebra finch females alter their mating preferences in the presence of rivals to prevent mate-choice copying?" résulte entièrement des travaux que j'ai réalisés dans le cadre de ma maîtrise sous la direction de Frédérique Dubois. J'ai mis au point le protocole utilisé, construit les dispositifs expérimentaux et effectué l'ensemble des expérimentations dont découlent les résultats qui sont présentés dans l'article. J'ai aussi recueilli et analysé les données qui sont exploitées dans l'article. Pour ce qui est de la rédaction de l'article, ma contribution est majeure puisque j'ai réalisé la recherche bibliographique, l'interprétation des résultats et la rédaction par moi-même et ce, sous la supervision de ma directrice.

Chapitre 2

Méthodologie

Le protocole qui suit a été autorisé par le Comité de déontologie de l'expérimentation sur les animaux (CDEA) de l'Université de Montréal (protocole #11-033).

Sujets

Le diamant mandarin a été choisi pour réaliser cette expérience parce que c'est une espèce monogame peu contraignante. En effet, il se reproduit facilement en captivité et il est facile à utiliser. De plus, les deux sexes de cette espèce sont sélectifs et les femelles imitent le choix de partenaire de leurs congénères. Finalement, le diamant mandarin est un modèle classique pour l'étude du choix du partenaire.

Trente six (32 femelles et 4 mâles) diamants mandarins adultes de type sauvage ont été achetés en deux groupes séparés à un fournisseur commercial (Exotic Wings & Pet Things) et ont été utilisés pour cette expérience. À chaque fois, nous avons commandé des oiseaux non apparentés âgés de 3 mois qui ne s'étaient encore jamais reproduits. Les oiseaux n'ont été testés qu'avec des oiseaux appartenant au même groupe qu'eux pour s'assurer qu'ils avaient le même âge et qu'ils n'étaient pas apparentés afin d'éviter les effets liés aux interactions entre frères et sœurs. Deux femelles ont seulement servi d'audience, alors que les 30 autres ont servi d'audience et de sujet, avec un intervalle d'au moins trois semaines entre les deux séries d'expérimentation. Les différents individus étaient identifiés à l'aide de bagues numérotées. En dehors des tests, les oiseaux étaient maintenus dans des cages contenant de deux à quatre individus du même sexe (48x39x39cm), et isolés visuellement,

mais pas acoustiquement, du sexe opposé. Ces cages contenaient de l'eau et de la nourriture à volonté. La diète des oiseaux était également complétée deux fois par semaine avec des fruits ou des légumes et de la pâtée d'œufs. Les oiseaux étaient soumis à une photopériode correspondant à 14 heures de lumière et 10 heures de noirceur. La température ambiante était d'environ 23°C. En nature, les diamants mandarins se reproduisent à différents moments de l'année selon la région d'Australie où ils se trouvent, et leur période de reproduction peut durer de 8 à 15 mois (Zann, 1996). Ils se reproduisent donc à des températures très variables, certains individus s'étant même déjà reproduits à une température de 4°C (Zann, 1996). La reproduction dépend surtout de la disponibilité de la nourriture (Zann, 1996), ce qui signifie que les diamants mandarins peuvent se reproduire à n'importe quel moment de l'année en captivité et que la température n'est pas un facteur très important.

Expérience de choix de partenaire

Dispositif expérimental

Les préférences d'appariement de 30 femelles ont été mesurées avec un dispositif de choix de partenaire (Fig. 1) composé de cinq compartiments contenant des perchoirs : A) un compartiment terminal (40x30cm) divisé en deux zones contenant chacune un mâle, B) un compartiment central de choix (40x35cm) d'où la femelle focale peut observer un mâle à la fois, C) un compartiment d'observation (25x20cm) d'où elle peut observer les deux mâles simultanément, et D) deux compartiments latéraux (20x35cm) contenant chacun une

femelle observant le choix de partenaire de la femelle focale. Le dispositif est recouvert d'un grillage pour permettre de filmer et d'observer les oiseaux durant les tests. Le reste du dispositif est construit en plastique lavable pour pouvoir être désinfecté après chaque utilisation, et d'acrylique pour permettre aux oiseaux de se voir. Le plancher des compartiments est fait de plans inclinés pour empêcher les oiseaux de rester au sol.

Protocole

Les oiseaux ont été habitués au dispositif de choix de partenaire en groupes de six une semaine avant d'être utilisés au cours de l'expérience. Ils y ont été placés durant deux périodes d'une heure pendant quatre jours consécutifs. Les préférences d'appariement des femelles focales ont ensuite été mesurées sans audience et avec une audience femelle (c.-à-d. avec deux femelles dans les compartiments de l'audience). Chaque femelle focale était testée sans audience jusqu'à ce qu'elle passe au moins 70% de son temps dans la zone de choix devant l'un des deux mâles (trois essais au maximum). Cela permet de s'assurer que les femelles ont bel et bien une préférence initiale. Nous avons ensuite testé les femelles avec une audience et la même paire de mâles (deux paires de mâles ont été utilisées en tout) pour seulement un essai. Chaque femelle focale était soumise à un seul essai par jour et était donc testée durant un minimum de deux jours consécutifs et un maximum de quatre jours consécutifs. Les expériences ont été réalisées entre le 23 août et le 16 novembre 2011.

Mesure des préférences sans audience

Pour mesurer les préférences initiales (sans audience) des femelles focales, chacune d'entre elles était placée dans la zone d'observation du dispositif expérimental, devant deux mâles situés dans le compartiment terminal (un mâle dans chaque zone). La femelle observait les deux mâles pendant 30 minutes, puis la cloison séparant le compartiment d'observation du compartiment central de choix était soulevée pour que la femelle s'y déplace. La femelle pouvait alors se déplacer d'un mâle à l'autre dans la zone de choix ou ne pas faire de choix en se perchait dans la zone neutre. Le temps passé i) en zone de choix, ii) devant chacun des mâles en zone de choix, ainsi que iii) en faisant face aux mâles en zone de choix était mesuré durant deux périodes consécutives de 30 minutes. Le temps passé en faisant face aux mâles était utilisé pour mesurer l'intensité des interactions entre la femelle focale et les mâles. Nous avons aussi mesuré le nombre de chants de cour des mâles pour nous assurer que les mâles ne discriminaient pas les femelles dont la condition avait été altérée. Entre les deux périodes de 30 minutes, la position des mâles était inversée pour s'assurer que les femelles n'avaient pas un biais de côté, c'est-à-dire une préférence pour un côté du dispositif. La femelle focale était quant à elle déplacée dans la zone d'observation pour ne pas qu'elle se trouve devant un mâle en particulier lorsque la seconde période de 30 minutes débutait. Après cinq minutes, la cloison séparant le compartiment d'observation du compartiment central de choix était à nouveau soulevée pour que la femelle s'y déplace. Nous avons utilisé ce simple protocole parce que, chez le diamant mandarin, la préférence

d'une femelle peut être estimée en fonction du temps relatif qu'elle passe devant un mâle (Witte, 2006).

Mesure des préférences avec audience femelle

Un jour après le dernier essai sans audience, nous avons répété la procédure utilisée précédemment, mais nous avons ajouté deux femelles audience dans les compartiments latéraux. La condition des femelles audience, tout comme celle des femelles focales, était intacte (I) ou altérée (A), produisant ainsi quatre traitements différents : AI (n=8), AA (n=8), II (n=7) et IA (n=7). Pour chaque traitement, la première lettre correspond à la condition de la femelle focale et la deuxième, à la condition des femelles audience.

Modification de la condition des femelles

La condition de 16 des 30 femelles focales et de la moitié des femelles qui constituaient l'audience a été altérée en diminuant la longueur des rémiges primaires (plumes de vol) de leurs ailes de manière à ce qu'elles mesurent toutes 3 cm (Burley et Foster, 2006; Cuthill, 1991; Mauck et Grubb, 1995; Velando, 2002). Cette manipulation diminue la capacité de vol des femelles jusqu'à leur prochaine mue, mais ne les rend pas moins attirantes pour les mâles étant donné que les oiseaux sautent d'un perchoir à l'autre dans le dispositif expérimental (Burley et Foster, 2006). Comme les diamants mandarins ne montrent pas non plus leurs ailes lorsqu'ils se font la cour (Burley et Foster, 2006), leur capacité de vol n'était pas affichée au cours de l'expérience de choix de partenaire. En nature, les mâles

verraient tout de suite qu'une femelle a de la difficulté à voler et cette femelle ne serait assurément pas choisie parce que ses chances de survie sont très réduites. L'altération de la capacité à voler des femelles ne pourrait donc pas être utilisée en nature, mais c'est un moyen simple de faire varier la condition et donc la qualité des femelles en laboratoire. De plus, cette altération indétectable par les mâles en laboratoire permet de s'assurer que les femelles ajustent leur choix de partenaire en se basant sur leur propre perception de leur qualité par rapport à celle de leurs rivales et non sur la perception des mâles. Les résultats obtenus s'appliqueront à ce qui se passe en nature puisque la qualité des femelles y varie sans que cela ne soit nécessairement évident pour les mâles.

Durant les deux semaines précédant l'expérience de choix de partenaire, les femelles qui allaient être testées au cours de la même semaine (8 femelles de condition intacte ou altérée) et les femelles qui allaient constituer leur audience (4 femelles de condition intacte ou altérée) étaient maintenues dans une volière intérieure (2.30x1.58x2.45m) pour permettre aux femelles focales d'évaluer leur condition par rapport à celle de leurs congénères (Burley et Foster, 2006).

Analyses statistiques

Effets de la condition des femelles focales sans audience

Nous avons utilisé des analyses de variance (ANOVA) à un critère de classification pour mesurer l'effet de la condition des femelles focales sur le temps relatif passé par les

femelles en zone de choix sans audience, le temps relatif passé par les femelles en faisant face aux mâles sans audience et le nombre de chants de cour des mâles.

Comparaisons entre les deux conditions (avec et sans audience)

Nous avons utilisé des tests de t de Student pour données appariées pour comparer le temps relatif passé par les femelles devant le mâle initialement non préféré (le mâle initialement non préféré correspond au mâle devant lequel les femelles ont passé le moins de temps lorsqu'il n'y avait pas d'audience) avec et sans audience, le temps relatif passé par les femelles en zone de choix avec et sans audience, et le temps relatif passé par les femelles en faisant face aux mâles avec et sans audience.

Effets de la condition des femelles focales et audience

Nous avons réalisé des ANOVA à deux critères de classification pour tester l'effet de la condition des femelles focales et audience sur la différence entre le temps relatif passé par les femelles devant le mâle initialement non préféré avec et sans audience, la différence entre le temps relatif passé par les femelles en zone de choix avec et sans audience, et la différence entre le temps relatif passé par les femelles en faisant face aux mâles avec et sans audience.

Nous avons réalisé des tests paramétriques parce que nos données étaient conformes à l'hypothèse standard d'homogénéité de variance et de normalité après transformations. Le

logiciel utilisé pour réaliser les analyses est la version 2.12.0 pour Mac de R.

Les résultats de neuf femelles focales ont été exclus des analyses parce qu'elles n'ont pas fait de véritable choix lorsqu'il n'y avait pas d'audience. En effet, même si elles ont passé plus de 70% de leur temps de choix devant un mâle en particulier, elles ne se sont pas du tout déplacées dans le dispositif expérimental, n'ont pas interagi avec les mâles, et semblaient plutôt choisir un côté du dispositif au hasard au début de chaque période de 30 minutes pour s'éloigner le plus possible de la personne qui réalisait les expériences. Leur comportement était le même en présence d'une audience et elles n'interagissaient pas non plus avec les femelles composant l'audience. Ces neuf femelles n'étaient pas participatives et n'étaient pas du tout intéressées et/ou affectées par la présence de leurs congénères et ce, peu importe leur sexe. Les 21 femelles restantes sont distribuées comme suit dans les quatre traitements : 5 AI, 5 AA, 6 II et 5 IA.

Chapitre 3

Do zebra finch females alter their mating preferences in the presence of rivals to prevent mate-choice copying?

Alexandra BELZILE and Frédérique DUBOIS

Département de Sciences biologiques, Université de Montréal,

Succursale Centre-ville, Montréal, QC, H3C 3J7, Canada

En préparation

Correspondance : Frédérique Dubois, Département de Sciences biologiques,

Université de Montréal, succursale Centre-ville, Montréal (Québec),

Canada H3C 3J7.

Abstract

Mate choice is often considered as the result of a simple interaction, but, in the wild, the social environment in which animals communicate generally corresponds to a network of several signallers and receivers. The presence of conspecifics, rivals, and even predators during mate choice can have many repercussions on that choice. Being observed by an audience of same-sex conspecifics can drive some species to alter the level of expression of their preferences, and even to modify those preferences to reduce competition or avoid being copied. The preference of several zebra finch females for two males was measured without and with a female audience to determine if the presence of an audience alters female mate choice. Moreover, to determine if these effects vary according to focal and audience females' condition, the condition of several females was altered by diminishing their flying ability. According to the results, females lower their level of selectivity following the addition of an audience, and the intensity of male-female interactions depends on the focal females' condition. Our findings suggest that females mainly adjust their behavior to avoid being copied and not according to their condition. However, these two mechanisms might have affected the females' mating preferences simultaneously.

Keywords : mate preference, audience effects, physical condition, mate choice copying, zebra finch, mutual choice

Introduction

Mate choice is often considered as the result of a simple interaction, but, in the wild, the social environment in which animals communicate generally corresponds to a network of several signallers and receivers (McGregor and Peake, 2000). The presence of conspecifics, rivals, and even predators during mate choice may have many repercussions on that choice. For example, there is experimental evidence that the mere presence of an audience (i.e. observing individuals) can drive males to reduce the level of expression of their preferences (i.e. their choosing time), as well as their mating preferences (e.g. Plath et al., 2008). A common explanation for these changes is that males modify their preferences when being observed by potential rivals to reduce the risk of being imitated and hence to prevent their female from mating with multiple males (Plath et al., 2008). The effect of an audience on mating preferences has been mostly investigated in species with a high potential for sperm competition (but see Dubois and Belzile, 2012). However, this mechanism is probably not restricted to males that face a high risk of sperm competition. Instead, sending deceptive signals (i.e. interacting with the non-preferred potential mate when a rival is present) could benefit individuals from both sexes that have their fitness reduced when they are copied. This could be so notably for monogamous females: monogamous males generally provide parental care and males involved in extra-pair matings reduce their effort in primary broods, thereby diminishing the expected success of the primary females (Kempnaers et al., 1995). In monogamous species in which mate-choice copying occurs, females, consequently, would benefit from providing their rivals with misleading information to direct their attention away from their true interest. In these species, however, the change in

female preferences due to the presence of an audience could also result from another non-mutually exclusive mechanism: as both sexes are generally selective in their choice, females could also reduce their selectivity when an audience is present to reduce the risk of being rejected by their preferred mate. Support for this mechanism comes from experiments that have demonstrated that female zebra finches (*Taeniopygia guttata*) indeed adjust their selectivity to their condition (Burley and Foster, 2006; Holveck and Riebel, 2010; Holveck et al., 2011).

Although both mechanisms are expected to result in a decrease in female mating preferences in the presence of an audience, the magnitude of the changes in relation to female phenotype should vary between them. More precisely, results from game-theoretical models indicate that only females with poor mate-assessment abilities should benefit from copying the mating preferences of more experienced females (Dugatkin, 1992; Stöhr, 1998). Several experiments with guppies have demonstrated that females only copy the mate-choice decisions of large (presumably older and more experienced) females, but ignore the decisions of small (presumably younger and less experienced) females (Dugatkin and Godin, 1993; Vukomanovic and Rodd, 2007). As a consequence, if females adjust their mating preferences according to the risk of being imitated, we predict that the presence of an audience should have a stronger effect on female preferences when the audience females are less capable of collecting personal information than the choosing females. Alternatively, if females modify their preferences according to their mate-getting ability,

the change in female preferences should be more pronounced for poor-condition females that suffer a higher risk of being rejected by their preferred mate.

To assess whether the presence of a female audience influences mating preferences and explore which mechanism better explains the observed changes, we conducted a mate-choice experiment with female zebra finches. We used the monogamous zebra finch as a model species, because both sexes provide parental care (Zann, 1996) and are selective in their mate choice (Burley, 1988; Burley and Coopersmith, 1987; Royle et al., 2006). In addition, several studies have provided evidence that females reverse their preference after having observed their initially non-preferred male interacting with another female (Drullion and Dubois, 2008; Rosa et al., 2012; Swaddle et al., 2005). Since females copy each other's decisions, they might adjust their level of selectivity in the presence of a female audience to avoid being copied. Finally, Rosa et al. (2012) have demonstrated recently that the ability of females to gather information through personal sampling negatively affects their propensity to copy. We measured the females' preferences for two stimulus males twice: without and with a female audience. Furthermore, we manipulated the condition and ability of certain females to sample their environment by reducing their flight capacity (Burley and Foster, 2006; Cuthill, 1991; Mauck and Grubb, 1995; Velando, 2002).

We expect all females to be affected by the presence of rivals during their mate choice, but the magnitude of the changes should vary according to the females' condition: if, on the one hand, females adjust their behavior according to their mate-getting ability, the decrease

in female mating preferences should be more pronounced for females with clipped wing feathers compared to unclipped females, especially in the presence of an audience of unclipped females. If, on the other hand, females adjust their behavior according to the risk of being copied, we would expect unclipped females to reduce their mating preferences more in the presence of an audience than clipped females, especially in the presence of an audience of clipped females.

The presence of an audience during mate choice will simulate more natural conditions than those usually simulated for the study of mate choice under laboratory conditions. Since zebra finches form colonies composed of several couples to fifty couples (Zann, 1996), they are usually surrounded by conspecifics. Therefore, our results will help to better understand females' mate choice in the wild. They will also help explain the maintenance of phenotypic variation among males within a population, despite an apparently directional sexual selection by mate choice copying. Indeed, if females decrease their level of selectivity in the presence of rivals to avoid being copied and/or to ensure to be paired, it means that they choose males of varying quality. Audience effects could therefore contribute to the maintenance of male phenotypic differences within populations.

Materials and methods

Ethics statement

The experiments described in this study were approved by the Animal Care Committee of the Université de Montréal (animal care permit #11-033) and conformed to all guidelines of

the Canadian Council on Animal Care.

Animals and housing conditions

We used 36 (32 females and 4 males) commercially purchased wild-type adult zebra finches that were individually tagged with numbered plastic leg bands. Two females served only as audience females, while the other 30 females were used both as subjects and as audience females, with an interval of at least three weeks between the two series of experiments. The birds were at least three months old and had never been used for breeding. Outside the experiments, they were housed in cages (48x39x39cm) in same-sex groups of two to four birds. The cages were visually, but not acoustically, isolated from the opposite sex. The birds were kept on a 14: 10 h light: dark photoperiod at approximately 23°C with *ad libitum* access to millet seeds, water and cuttlefish bone. Their diet was supplemented twice a week with fruits or vegetables, and a rearing mixture prepared with egg yolks.

Experimental procedure

Mate-choice apparatus

We used a classical binary choice apparatus (Fig. 1) that comprised five compartments: A) the male compartment divided into two identical chambers each housing a single male, B) the choice compartment where the focal female could see only one stimulus male at a time, C) the end compartment where she could see both males simultaneously, and D) two observation compartments where the audience females could observe the choice of the

focal female. The whole apparatus was covered with a wire mesh and the compartments were separated by Plexiglas partitions. The floor of the compartments was made of inclined planes to prevent birds from staying on the ground.

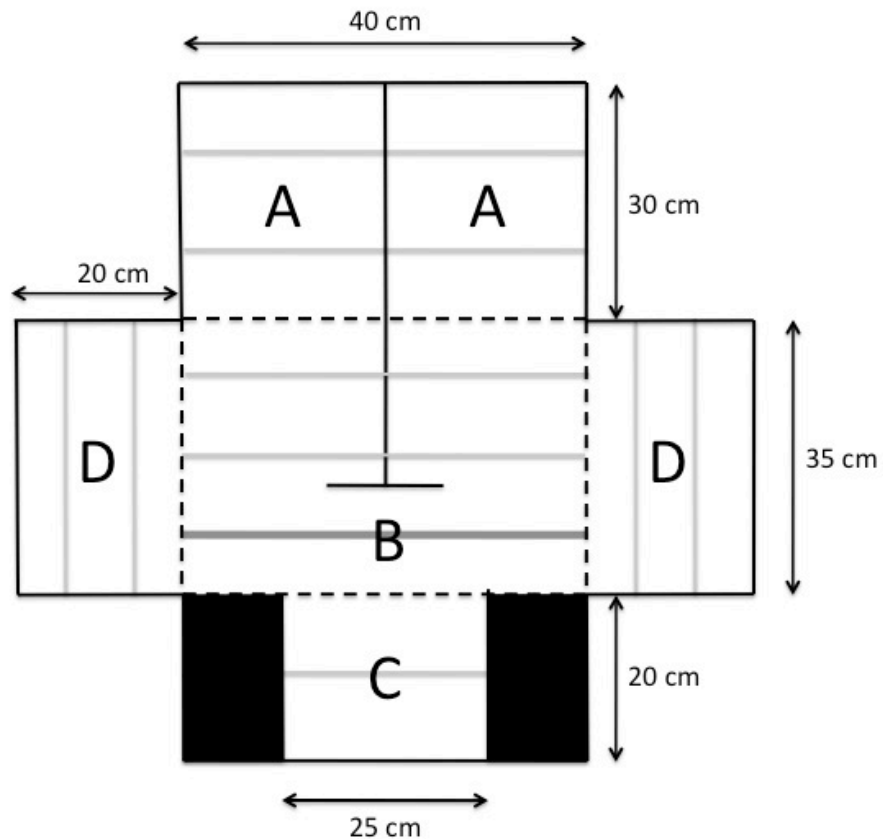


Fig. 1 Top view of the test apparatus. A = male compartment, B = choice compartment, C = end compartment, and D = observation compartments. The grey lines represent perches and the black lines represent partitions that are opaque (full lines) or transparent (dashed lines). In the choice compartment (B), the darker perch corresponds to the neutral zone and the other perches correspond to the choice zone.

Procedure

To allow familiarity with the apparatus, the birds were placed inside with 5 companions during two periods of one hour for the four days preceding the mate choice tests. We then measured the focal females' mating preferences under two conditions: without an audience and with a female audience (i.e. with two females in the observation compartments). The experiments were conducted between August 23 and November 16 2011.

A mate choice trial consisted of three periods of 30 min each. During the first period, the focal female was confined to the end compartment from which she could observe the two stimulus males. We then lifted the partition between the end and the choice compartments to introduce the female into the choice compartment. The female was then free to perch in the neutral and the choice zones, and, for the next 30-min period, we measured the time she spent i) in the choice zone, ii) in front of each male in the choice zone, and iii) facing the males in the choice zone. This last variable was used to measure the intensity of the interactions between the female and the males. We also measured the males' display rate (i.e. the number of courtship calls) to insure that there was no discrimination towards the altered females. We then switched the position of the males to account for any female side bias, and reintroduced the focal female into the end compartment for 5 min so that she was not facing a particular male when the third 30-min period began. We used this simple procedure to measure female preferences because, in zebra finches, the time spent in front of potential mates is correlated with actual mate choice ($r = 0.572$, Witte, 2006).

Before we measured the preferences of a female with an audience, we insured that she had a strong preference for one male over the other (i.e. spent at least 70% of her choosing time in front of one particular male). Thus, if a female had spent less than 70% of her choosing time in front of her preferred male after the first trial, we tested her again by using the same procedure as above and the same pair of males until she reached this criterion. The interval between two consecutive mate choice trials was 24 h and no female experienced more than three trials. Twenty-four hours after the last mate choice trial with no audience, we measured the female preferences again by conducting another mate choice trial similar to the previous one(s), however in this trial two audience females were added to the observation compartments. The condition of both focal and audience females was altered (clipped condition) or not (unclipped condition), producing 4 different treatments: CU (n=8), CC (n=8), UU (n=7) and UC (n=7). For each treatment, the first letter denotes the condition of the focal female while the second letter denotes the condition of the audience females.

Alteration of the females' condition

We altered the condition of 18 females by cutting the primary remiges (flight feathers) of their wings so that they all measured 3 cm (Burley and Foster, 2006; Cuthill, 1991; Mauck and Grubb, 1995; Velando, 2002). A previous study has demonstrated that this alteration does not affect the females' attractiveness to the males in a mate-choice apparatus, because females only hop from perch to perch and, consequently, males have no opportunity to assess their flight performance (Burley and Foster, 2006).

Two weeks before we measured their mate preference, both clipped and unclipped females were housed in a large indoor aviary (2.30x1.58x2.45m) with 11 other females, including those that were going to serve as audiences during their mate choice tests, so that they could assess their relative condition (Burley and Foster, 2006).

Statistical analyses

The selectivity of each focal female was measured as the relative time spent in the choice zone, while we calculated the females' preference as the relative choosing time in front of each stimulus male under both conditions (i.e. with and without a female audience). For the females that were tested more than once without an audience, only the last trial was considered.

First, to ascertain whether the feather-clipping manipulation did not affect the females' mating behavior or the courtship behavior of the stimulus males, we performed one-way ANOVA to compare its effects on the relative time spent by females in the choice zone, the level of their preference and the males' display rate between clipped and unclipped females. Second, to determine if the females' choosiness (i.e. the relative time spent in the choice zone), or their mating preferences were affected by the presence of an audience, we used paired t-tests. Third, to explore whether the changes in females' choosiness and mating preferences depended on the female's condition and/or on that of the audience females, we used two-way ANOVA.

We ran parametric tests since our data conformed to the standard assumption of homogeneity of variance and normality after transformations, and used R version 2.12.0 for Mac to conduct the analyses.

Nine test females were excluded from the analyses, because we suspected that they did not make an actual choice when no audience was present. Despite having spent more than 70% of their choosing time in front of one particular male, they did not move during each test period of a mate choice trial, and hence seemed to choose randomly one male compartment at the beginning of each period. The 21 remaining females were distributed in the four treatments as follows: 5CU, 5CC, 6UU and 5UC.

Results

We found that the males' display rate did not differ when they faced a clipped or unclipped female without an audience (mean number of courtship calls (\pm SE): clipped: 14.5 courtship calls \pm 3.9, unclipped: 11.3 courtship calls \pm 1.3, one-way ANOVA: $F_{1,19}=0.068$, $P=0.798$). Similarly noted, the condition of the test females had no effect on the relative time they spent in the choice zone (mean percent of time (\pm SE) spent in the choice zone: clipped females: 78.8% \pm 4.1, unclipped females: 83.1% \pm 3.0, one-way ANOVA: $F_{1,19}=0.728$, $P=0.404$). However, clipped females spent significantly less time facing the males than unclipped females (mean percent of time (\pm SE) spent facing the males: clipped females: 20.9% \pm 4.7, unclipped females: 39.5% \pm 5.6, one-way ANOVA: $F_{1,19}=6.390$, $P=0.021$).

The time spent by females in the choice zone was not significantly different with or without an audience (mean percent of time (\pm SE) females spent in the choice zone: without an audience: $81.0\% \pm 2.5$, with an audience: $83.5\% \pm 4.3$; paired t-test: $t_{20}=1.6$, $P=0.125$), and the change in females' choosiness was not affected by their condition (two-way ANOVA: $F_{1,17}=0.322$, $P=0.578$; Fig. 3) or that of the audience females' (two-way ANOVA: $F_{1,17}=1.798$, $P=0.198$; Fig. 3). These two factors did not interact significantly on this difference (two-way ANOVA: $F_{1,17}=1.622$, $P=0.220$).

Females spent significantly more time in front of their initial non-preferred male when there was a female audience (mean percent of time (\pm SE) females spent in front of the initial non-preferred male: without an audience: $17.8\% \pm 2.1$, with an audience: $45.0\% \pm 6.2$; paired t-test: $t_{20}=3.937$, $P<0.001$). Four out of the 21 females even reversed their mating preferences, and only four females spent less time in front of the initially non-preferred male. Yet, the change in female preference was not affected by their condition (two-way ANOVA: $F_{1,17}=0.012$, $P=0.915$; Fig. 2) or that of the audience females (two-way ANOVA: $F_{1,17}=0.883$, $P=0.361$; Fig. 2), and there was no interaction between these two factors (two-way ANOVA, $F_{1,17}=0.315$, $P=0.582$).

Finally, the presence of an audience had no effect on the time females spent facing the males (mean percent of time (\pm SE) spent facing the males: without an audience: $30.6\% \pm 4.1$, with an audience: $29.4\% \pm 3.7$; paired t-test: $t_{20}=0.364$, $P=0.720$). However, the test females' condition had a significant effect on the difference between the relative time

females spent facing the males with and without an audience (two-way ANOVA: $F_{1,17}=4.776$, $P=0.043$; Fig. 4). This effect arises because clipped females increased the time spent facing the males in the presence of an audience, whereas the unclipped females decreased the time (mean percent of time (\pm SE) spent facing the males: clipped females: $5.6\% \pm 4.5$, unclipped females: $-7.4\% \pm 4.2$). On the contrary, the audience females' condition had no significant effect on this difference (two-way ANOVA: $F_{1,17}=0.157$, $P=0.697$; Fig. 4), nor did these two factors interact significantly on this difference (two-way ANOVA: $F_{1,17}=3.279$, $P=0.088$).

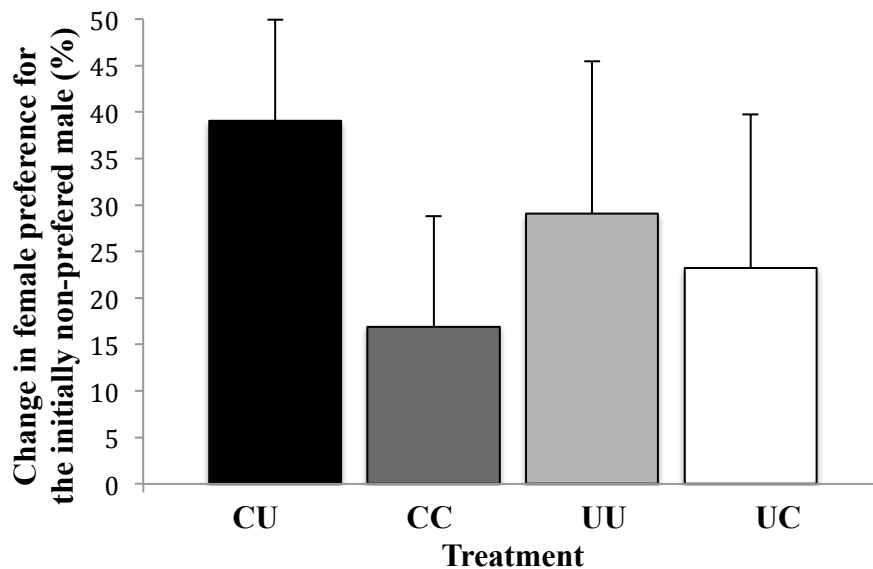


Fig. 2 Mean (\pm SE) of the differences between the relative time spent by females in front of the initially non-preferred male with and without an audience.

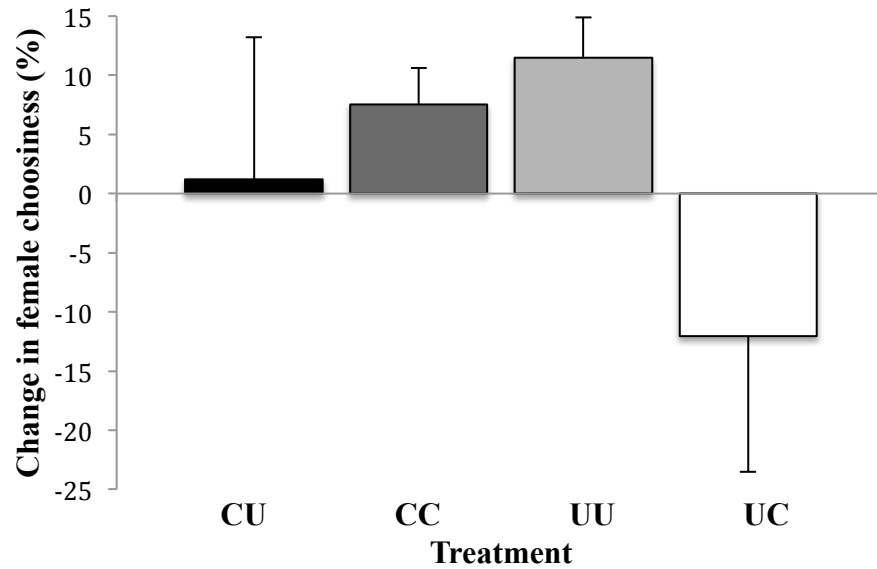


Fig. 3 Mean (\pm SE) of the differences between the relative time spent by females in the choice zone with and without an audience.

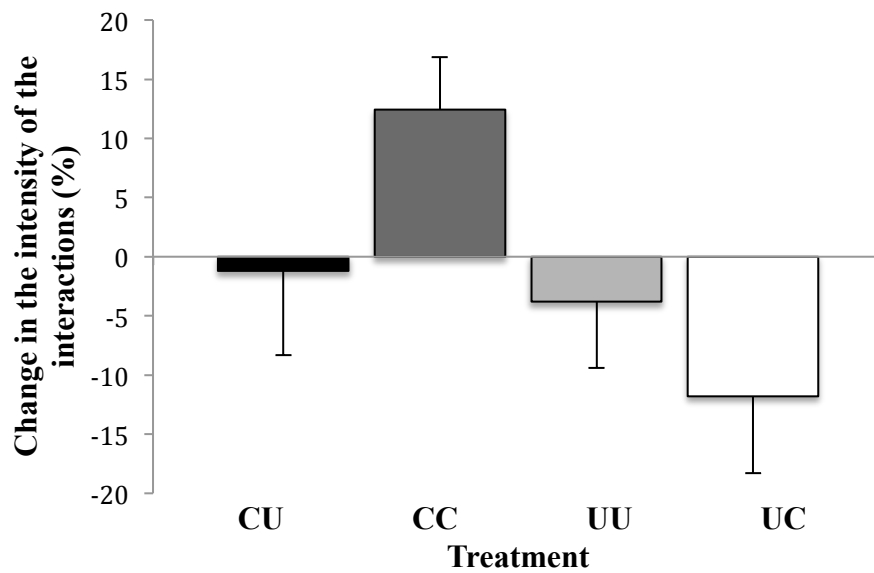


Fig. 4 Mean (\pm SE) of the differences between the relative time spent by females facing the males with and without an audience.

Discussion

Results from our experiment indicate that female zebra finches modify their mating behavior when in the presence of a female audience. Indeed, we found that they significantly increased their mating preference towards the initially non-preferred male when an audience was present. However, contrary to our expectations, the change in female preference did not depend on their condition nor on that of the audience females. Therefore, only the presence of competitors, and not their relative condition or the risk of being copied, drove females to be less selective. Our finding contradicts the result of Burley and Foster (2006), who found that females are less selective when their condition is altered, even if there is no audience. This effect was not observed in our experiment since, had this been the case, females that had their condition altered would have been less selective by choosing their non-preferred male without an audience, and by spending more time in front of him following the addition of an audience. Instead, the majority of the focal females, including both clipped and unclipped females, chose one male (probably their preferred male) when there was no audience, and then spent more time in front of the other male (probably their non-preferred male) in the presence of rivals.

This contradiction can be explained by several differences between the two protocols. First of all, in Burley and Foster's (2006) experiment, the focal females received pretrial exposure to stimulus sets of males in cohorts composed of two clipped and two unclipped females on the day before testing began. Therefore they interacted with males and saw them interacting with several females of variable condition before being tested. Moreover,

Burley and Foster (2006) tested the females in both conditions (i.e. clipped and unclipped feathers) and they could, therefore, compare the behavior of each female between the two conditions. Conversely, in the present study, females were only tested in one of the two conditions, so that we could only compare the behavior of clipped versus unclipped females. There was also an interval of ten weeks between the two series of experiments in Burley and Foster's (2006) study, which means that the observed results may depend not only on the female's condition, but also on when the test was performed. Finally, in Burley and Foster's (2006) experiment, each pair of males included one male wearing a red band and one male wearing a green one. Since female zebra finches show a preference for red and an aversion to green (Burley et al., 1982), their mating preferences were probably more pronounced than those of females in the present study.

Males' courtship behavior did not likely influence the level of selectivity of clipped females as this did not vary depending on the focal females' condition. However, according to a number of studies, males' display rate is not a good measure to determine their attraction to a female, as this varies based on their proximity to the female (Burley and Foster, 2006; Collins, 1994). On the other hand, according to Burley and Foster (2006), when stimulus birds are not attracted to a focal bird, this bird responds by spending more time in the neutral zone. Since the time spent in the choice zone did not vary depending on the focal females' condition, this measure also suggests that there was no discrimination towards the clipped females. Moreover, it has already been shown that males do not discriminate

against females that had their feathers cut in an apparatus like the one that was used (Burley and Foster, 2006).

Even though the focal females' condition had no effect on the change in mate preference, it did impact the percent of choosing time they spent facing the males with and without an audience. Indeed, when a female audience was present, male-female interactions increased in intensity for clipped females, while they decreased in intensity for unclipped females. These results support the hypothesis that females adjust their mating behavior to avoid being copied since it is the unclipped females that decreased the intensity of their interactions.

Finally, females did not significantly modify the expression of their preferences in the presence of rivals, and the time spent choosing with and without an audience did not vary according to focal and audience females' quality. Similar results were obtained in the study of Burley and Foster (2006), where time spent in the choice zone without an audience was not dependent on the focal females' condition. However, as predicted, unclipped females in the presence of clipped females are the only ones that decreased the expression of their preferences. These results also support the hypothesis that females adjust their mating behavior to avoid being copied since it is the unclipped females that decreased the expression of their preferences.

In conclusion, our study is the first to demonstrate that female zebra finches modify their mating preferences when potential rivals are present. In addition, we found that unclipped females were more affected by the presence of an audience than clipped females, which suggests that females would adjust their mating behavior according to the risk of being copied and not according to their mate-getting ability. The fact that females do not necessarily choose their favorite male in the presence of rivals may explain the phenotypic variation observed in males despite an apparently directional selection by mate-choice copying. Our conclusion, however, needs to be confirmed with a larger sample size. Additional experiments in which all females would be tested under the two conditions (i.e. clipped and unclipped feathers) would also be useful to better understand the effect of condition on female mate choice in the presence of an audience.

Acknowledgements

The research was carried out under a discovery NSERC grant to FD.

References

- Burley N, 1988. The differential allocation hypothesis: an experimental test. *Amer Nat* 132:611-628.
- Burley N and Coopersmith CB, 1987. Bill colour preferences of zebra finches. *Ethology* 76:133-151.
- Burley NT and Foster VS, 2006. Variation in female choice of mates: condition influences selectivity. *Anim Behav* 712:713-719.
- Burley N, Krantzberg G and Radman P, 1982. Influence of colour-banding on the conspecific preferences of zebra finches. *Anim Behav* 30:444-455.
- Collins SA, 1994. Male display: cause or effect of female preference? *Anim Behav* 48:371-375.
- Cuthill I, 1991. Field experiments in animal behaviour: methods and ethics. *Anim Behav* 42:1007-1014.
- Drullion D and Dubois F, 2008. Mate choice copying by female zebra finches: what happens when model females provide inconsistent information? *Behav Ecol Sociobiol* 63:269-276.
- Dubois F and Belzile A, 2012. Audience Effect Alters Male Mating Preferences in Zebra Finches (*Taeniopygia guttata*). *PLoS ONE* 7(8): e43697. doi:10.1371/journal.pone.0043697.
- Dugatkin LA and Godin J-GJ, 1992. Reversal of Female Mate Choice by Copying in the Guppy (*Poecilia reticulata*). *Proc R Soc Lond [Biol]* 249:179-184.

- Dugatkin LA and Godin J-GJ, 1993. Female mate copying in the guppy (*Poecilia reticulata*): age-dependent effects. *Behav Ecol* 4:289-292.
- Holveck M-J and Riebel K, 2010. Low-quality females prefer low-quality males when choosing a mate. *Proc R Soc Lond [Biol]* 277:153-160.
- Holveck M-J, Geberzahn N and Riebel K, 2011. An Experimental Test of Condition-Dependent Male and Female Mate Choice in Zebra Finches. *PLoS ONE* 6(8): e23974. doi:10.1371/journal.pone.0023974.
- Kempenaers B, Verheyen GR and Dhondt AA, 1995. Mate guarding and copulation behaviour in monogamous and polygynous blue tits: do males follow a best-of-a-bad-job strategy? *Behav Ecol Sociobiol* 36:33-42.
- Mauck RA and Grubb TC Jr, 1995. Petrel parents shunt all experimentally increased reproductive costs to their offspring. *Anim Behav* 49:999-1008.
- McGregor PK and Peake TM, 2000. Communication networks: social environments for receiving and signalling behaviour. *Acta Ethol* 2:71-81.
- Plath M, Blum D, Schlupp I and Tiedemann R, 2008. Audience effect alters mating preferences in a live bearing fish, the Atlantic molly, *Poecilia mexicana*. *Anim Behav* 75:21-29.
- Rosa P, Nguyen V and Dubois F, 2012. Individual differences in sampling behaviour predict social information use in zebra finches. *Behav Ecol Sociobiol* 9: 1259-1265.
- Royle NJ, Hartley IR and Parker GA, 2006. Consequences of biparental care for begging and growth in zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Anim Behav* 72:123-130.

- Stöhr S, 1998. Evolution of mate-choice copying: a dynamic model. *Anim Behav* 55:893-903.
- Swaddle JP, Cathey MG, Correll M and Hodkinson BP, 2005. Socially transmitted mate preferences in a monogamous bird: a non-genetic mechanism of sexual selection. *Proc R Soc Lond [Biol]* 272:1053-1058.
- Velando A, 2002. Experimental manipulation of maternal effort produces differential effects in sons and daughters: implications for adaptive sex ratios in the blue-footed booby. *Behav Ecol* 13(4):443-449.
- Vukomanovic J and Rodd FH, 2007. Size-Dependent Female Mate Copying in the Guppy (*Poecilia reticulata*): Large Females are Role Models but Small Ones are not. *Ethology* 113:579-586.
- Witte K, 2006. Time spent with a male is a good indicator of mate preference in female zebra finches. *Ethol Ecol Evol* 18:195-204.
- Zann RA, 1996. *The Zebra Finches: a synthesis of field and laboratory studies*. Oxford University Press, Oxford.

Chapitre 4

Discussion & conclusions générales

Effets de la présence d'une audience et de la condition sur la sélectivité

Selon les résultats, le choix de partenaire des femelles diamant mandarin est influencé par la présence d'une audience femelle. En effet, les femelles diminuent leur niveau de sélectivité suite à l'ajout d'une audience. Par contre, contrairement à ce qui était attendu, leur sélectivité avec et sans audience n'est pas fonction de leur condition et de celle des femelles audience. C'est donc la présence de compétitrices, et non leur condition relative ou le risque d'être imitées, qui pousse les femelles à être moins sélectives. Toutefois, comme on peut le voir dans la figure 2, les femelles focales ont surtout diminué leur sélectivité en présence de femelles intactes, peu importe leur condition. Cet effet est encore plus frappant pour les femelles altérées, comme ce qui était attendu pour l'hypothèse selon laquelle les femelles ajustent leur comportement en fonction de leur qualité. Malheureusement, cette hypothèse ne peut pas être validée puisque les résultats ne sont pas significatifs.

Dans l'étude de Burley et Foster (2006), les femelles étaient moins sélectives lorsque leur condition était altérée et ce, même s'il n'y avait pas d'audience. Cet effet n'a pas été observé dans notre expérience puisque, si cela avait été le cas, les femelles dont la condition a été altérée auraient été moins sélectives en choisissant leur mâle non-préféré sans audience et en passant plus de temps devant ce-dernier après l'ajout d'une audience. Au contraire, la majorité des femelles focales, qu'elles soient intactes ou altérées, ont initialement choisi un mâle (probablement leur mâle préféré) et ont ensuite passé plus de temps devant l'autre mâle (probablement moins préféré) en présence de rivales. Cette

contradiction peut être expliquée par plusieurs différences entre les deux protocoles. Tout d'abord, dans l'expérience de Burley et Foster (2006), les femelles focales ont été exposées à des paires de mâles en groupes composés de deux femelles altérées et de deux femelles intactes un jour avant le début des tests. Elles ont donc pu interagir avec des mâles et les voir interagir avec des femelles de condition variable avant d'être testées. De plus, les auteurs ont testé leurs femelles dans les deux conditions (c.-à-d. plumes coupées et intactes) alors que nos femelles ont seulement été testées dans l'une des deux conditions. Ils ont donc comparé le comportement de chacune de leurs femelles entre les deux conditions alors que nous avons comparé le comportement des femelles altérées à celui des femelles intactes. Il y avait également un intervalle de dix semaines entre leurs deux séries d'expérimentation, ce qui signifie que les résultats observés peuvent dépendre non seulement de la condition des femelles, mais aussi du moment où le test a été réalisé. Finalement, dans leur expérience, chaque paire de mâles était composée d'un mâle portant une bague rouge et d'un mâle portant une bague verte. Comme les femelles diamant mandarin ont une préférence pour le rouge et une aversion pour le vert (Burley et al., 1982), leurs préférences étaient probablement plus marquées que celles de nos femelles.

Le comportement de cour des mâles n'a pas pu influencer le niveau de sélectivité des femelles altérées puisque nos résultats montrent qu'il ne varie pas en fonction de la condition des femelles focales. Cependant, selon certaines études, le chant de cour des mâles n'est pas une bonne mesure pour déterminer l'attrance qu'ils ont pour une femelle parce qu'il dépend de la proximité de la femelle (Burley et Foster, 2006; Collins, 1994). Par

contre, selon Burley et Foster, (2006), lorsque des oiseaux stimulus trouvent un oiseau focal non-attirant, cet oiseau répond en passant plus de temps en zone neutre. Comme le temps passé en zone de choix n'a pas varié en fonction de la condition des femelles focales, cette mesure suggère également qu'il n'y a pas eu de discrimination envers les femelles dont la condition a été altérée. De plus, il a déjà été démontré que les mâles ne discriminent pas les femelles dont les plumes ont été coupées dans un dispositif comme celui qui a été utilisé (Burley et Foster, 2006).

Effets de la présence d'une audience et de la condition sur l'intensité des interactions avec les mâles

Même si la condition des femelles focales n'a pas eu d'effet sur leur sélectivité, elle a eu un impact sur leur choix de partenaire étant donné que le temps passé en faisant face aux mâles avec et sans audience, bien que ne dépendant pas de la qualité des femelles audience, dépend de la qualité des femelles focales. Suite à l'ajout d'une audience, les interactions avec les mâles ont augmenté en intensité pour les femelles altérées alors qu'elles ont diminué en intensité pour les femelles dont les plumes n'ont pas été coupées. Ces résultats supportent l'hypothèse selon laquelle les femelles ajustent leur comportement pour éviter d'être imitées étant donné que ce sont les femelles intactes qui ont diminué l'intensité de leurs interactions. De plus, comme on peut le voir dans la figure 4, les femelles intactes ont diminué l'intensité de leurs interactions surtout en présence de femelles altérées, ce qui va également dans le sens de cette hypothèse puisque que les femelles altérées sont plus

susceptibles d'imiter le choix de leurs congénères à cause de leur capacité à échantillonner réduite par leur condition. Par contre, en observant la figure 4, on peut également constater que les femelles altérées ont diminué l'intensité de leurs interactions en présence de femelles intactes, alors qu'elles l'ont augmentée en présence de femelles altérées. Ces résultats vont plutôt dans le sens de l'hypothèse selon laquelle les femelles ajustent leur comportement en fonction de leur qualité, mais ils ne sont pas significatifs.

Effets de la présence d'une audience et de la condition sur l'expression des préférences

Finalement, les femelles n'ont pas modifié significativement l'expression de leurs préférences en présence de rivales, et le temps passé à faire un choix avec et sans audience n'est pas non plus fonction de la qualité des femelles focales et audience. Des résultats semblables ont été obtenus dans l'étude de Burley et Foster (2006), où le temps passé en zone de choix sans audience ne dépendait pas de la condition des femelles focales. Cependant, comme prédit, les femelles intactes en présence de femelles altérées sont les seules à avoir diminué l'expression de leurs préférences (Fig. 3). Ces résultats supportent eux aussi l'hypothèse selon laquelle les femelles ajustent leur comportement pour éviter d'être imitées.

Critiques et limitations

Plus de résultats auraient pu être significatifs si plus de femelles avaient été testées ou, du

moins, si les résultats de neuf d'entre elles n'avaient pas été ignorés. Pour que les résultats de plus de femelles soient valides, la période d'habituation pourrait être allongée afin que les femelles soient moins stressées dans le dispositif expérimental, et donc qu'elles soient plus participatives. Allonger la période d'habituation pourrait également permettre à certaines d'entre elles de mieux comprendre le dispositif expérimental. Une autre solution serait d'augmenter l'intérêt des femelles pour les mâles, soit en utilisant des mâles plus différents pour que les femelles soient plus motivées à choisir, soit en les isolant des mâles durant une longue période avant l'expérimentation (ten Cate and Mug, 1984) et/ou en les traitant avec de l'oestradiol, une hormone oestrogénique (Clayton, 1990). Afin de mieux comprendre l'effet de la condition sur le choix de partenaire des femelles en présence d'une audience, il serait intéressant de réaliser la même expérience en testant chaque femelle dans les deux conditions (plumes coupées ou pas), en présence de la même paire de femelles. La capacité à voler des femelles pourrait également être altérée en ajoutant expérimentalement du poids sur leurs rémiges primaires. Ces poids temporaires faciliteraient et raccourciraient les transitions entre les conditions altérée et intacte. Ils pourraient également être plus ou moins lourds, ce qui permettrait de faire varier la capacité à voler et donc la condition des femelles. Il ne faudrait cependant pas qu'ils soient visibles par les mâles et, comme les femelles dépenseraient beaucoup d'énergie en portant ces poids, il faudrait que leur santé soit suivie de près.

En conclusion, lors du choix de partenaire en présence d'une audience femelle, les femelles diamant mandarin ajustent leur comportement surtout pour éviter d'être imitées et non en

fonction de leur qualité. Cependant, ces deux mécanismes peuvent affecter les femelles simultanément. La présente étude est la première à avoir démontré que le choix de partenaire des femelles diamant mandarin est influencé par la présence d'une audience femelle. Comme les diamants mandarins sont des oiseaux grégaires et qu'ils sont donc généralement entourés de congénères, les résultats obtenus se rapprochent plus de ce qui se passe en nature lors du choix de partenaire que des résultats qui auraient été obtenus sans audience. Le fait que les femelles ne choisissent pas nécessairement leur mâle préféré en présence de rivales peut expliquer la variation phénotypique observée chez les mâles malgré une sélection apparemment directionnelle par l'imitation du choix de partenaire. Pour mieux comprendre le choix de partenaire en nature, il est important de considérer l'environnement social dans lequel les animaux évoluent au moment de concevoir un protocole expérimental. La présence de congénères n'influence d'ailleurs probablement pas seulement le choix de partenaire et devrait être prise en compte dans d'autres contextes.

Références

- Alcock J et Pyle DW, 1978. The complex courtship behaviour of *Physiphora demandata* (F.) (Diptera Otitidae). *Z Tierpsychol* 49:352-362.
- Bateman AJ, 1948. Intrasexual Selection in *Drosophila*. *Heredity* 2:349-368.
- Bradbury JW et Gibson RM, 1983. Leks and mate choice. Dans : *Mate choice* (Éd. Bateson P), pp. 109-138. Cambridge University Press, Cambridge.
- Burley N, 1986. Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *Amer Nat* 127:415-445.
- Burley N, 1988. The differential allocation hypothesis: an experimental test. *Amer Nat* 132:611-628.
- Burley N et Coopersmith CB, 1987. Bill colour preferences of zebra finches. *Ethol* 76:133-151.
- Burley NT et Foster VS, 2006. Variation in female choice of mates: condition influences selectivity. *Anim Behav* 712:713-719.
- Burley N, Krantzberg G et Radman P, 1982. Influence of colour-banding on the conspecific preferences of zebra finches. *Anim Behav* 30:444-455.
- Clayton NS, 1990. Assortative mating in zebra finch subspecies, *Taeniopygia guttata guttata* and *T. g. castanotis*. *Philos Trans R Soc London [Biol]* 330:351-370.
- Clutton-Brock TH, 1982. The functions of antlers. *Behaviour* 79:108-125.
- Collins SA, 1994. Male display: cause or effect of female preference? *Anim Behav* 48:371-375.

- Côté KA, 2006. Information publique et choix du partenaire de reproduction chez une espèce monogame, le diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*). Thèse MSc, Université du Québec à Montréal, Canada.
- Cotton S, Small J et Pomiankowski A, 2006. Sexual Selection and Condition-Dependent Mate Preferences. *Curr Biol* 16:R755-R765.
- Cuthill I, 1991. Field experiments in animal behaviour: methods and ethics. *Anim Behav* 42:1007-1014.
- Dall SRX, Giraldeau LA, Olsson O, McNamara JM et Stephens DW, 2005. Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends Ecol Evol* 20:187-193.
- Danchin E, Giraldeau LA, Valone TJ et Wagner RH, 2004. Public information: from nosy neighbours to cultural evolution. *Science* 305:487-491.
- Darwin C, 1871. The descent of man and selection in relation to sex. London: Murray.
- Doucet SM, Yezerina SM et Montgomerie R, 2004. Do female zebra finches (*Taeniopygia guttata*) copy each other's mate preferences? *Can J Zool* 82:1-7.
- Doutrelant C, McGregor PK et Oliveira RF, 2001. The effect of an audience on intrasexual communication in male Siamese fighting fish, *Betta splendens*. *Behav Ecol* 12(3):283-286.
- Drullion D et Dubois F, 2008. Mate choice copying by female zebra finches: what happens when model females provide inconsistent information? *Behav Ecol Sociobiol* 63:269-276.
- Dubois F, 2007. Mate choice copying in monogamous species: should females use public information to choose extrapair mates? *Anim Behav* 74:1785-1793.

- Dubois F et Belzile A, 2012. Audience Effect Alters Male Mating Preferences in Zebra Finches (*Taeniopygia guttata*). PLoS ONE 7(8): e43697. doi:10.1371/journal.pone.0043697.
- Dugatkin LA, 1996. Copying and mate choice. In: Social Learning in Animals: the Roots of Culture (Ed. Heyes CM and Galef BG Jr), pp. 85-106. Academic Press, San Diego.
- Dugatkin LA et Godin J-GJ, 1992. Reversal of Female Mate Choice by Copying in the Guppy (*Poecilia reticulata*). Proc R Soc Lond [Biol] 249:179-184.
- Dugatkin LA et Godin J-GJ, 1993. Female mate copying in the guppy (*Poecilia reticulata*): age-dependent effects. Behav Ecol 4:289-292.
- Dugatkin LA et Höglund J, 1995. Delayed breeding and the evolution of mate copying in lekking species. J Theor Biol 174:261-267.
- Dunn PO, Afton AD, Gloutney ML et Alisauskaa RT, 1999. Forced copulations result in few extrapair fertilizations in Ross's and lesser snow geese. Anim Behav 57:1071-1081.
- Evans CS et Marler P, 1984. Food calling and audience effects in male chickens, *Gallus gallus*: their relationships to food availability courtship and social facilitation. Anim Behav 47:1159-1170.
- Fawcett TW et Johnstone RA, 2003. Mate choice in the face of costly competition. Behav Ecol 14:771-779.
- Gibson RM et Höglund J, 1992. Copying and sexual selection. Trends Ecol Evol 7:229-232.

- Gyger M, Karakashian SJ et Marler P, 1986. Avian alarm calling: is there an audience effect? *Anim Behav* 34:1570-1572.
- Hårdling R et Kokko H, 2005. The evolution of prudent choice. *Evol Ecol Res* 7:697-715.
- Hill SE and Ryan MJ, 2006. The role of female model quality in the mate choice copying behaviour of sailfin mollies. *Biol Lett* 2:203-205.
- Holveck M-J et Riebel K, 2010. Low-quality females prefer low-quality males when choosing a mate. *Proc R Soc Lond [Biol]* 277:153-160.
- Holveck M-J, Geberzahn N and Riebel K, 2011. An Experimental Test of Condition-Dependent Male and Female Mate Choice in Zebra Finches. *PLoS ONE* 6(8): e23974. doi:10.1371/journal.pone.0023974.
- Karakashian SJ, Gyger M et Marler P, 1988. Audience effects on alarm calling in chickens (*Gallus gallus*). *J Comp Psychol* 102:129-135.
- Kempenaers B, Verheyen GR and Dhondt AA, 1995. Mate guarding and copulation behaviour in monogamous and polygynous blue tits: do males follow a best-of-a-bad-job strategy? *Behav Ecol Sociobiol* 36:33-42.
- Losey GS, Stanton FG, Telecky TM et Tyler WA, 1986. Copying others, an evolutionarily stable strategy for mate choice : a model. *Amer Nat* 128:653-664.
- Marler P, Dufty A et Pickert R, 1986. Vocal communication in the domestic chicken II: is the sender sensitive to the presence and nature of a receiver. *Anim Behav* 34:194-198.
- Marler P et Evans C, 1996. Bird calls: just emotional displays or something more? *Ibis* 138:26-33.

- Matos R et Schlupp I, 2005. Performing in front of an audience: signallers and the social environment. Dans: Animal Communication Networks (Ed. McGregor PK), pp. 63-83. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mauck RA and Grubb TC Jr, 1995. Petrel parents shunt all experimentally increased reproductive costs to their offspring. Anim Behav 49:999-1008.
- McGregor PK et Peake TM, 2000. Communication networks: social environments for receiving and signalling behaviour. Acta Ethol 2:71-81.
- Oliveira RF, McGregor PK et Latruffe C, 1998. Know thine enemy: fighting fish gather information from observing conspecific interactions. Proc R Soc Lond [Biol] 265:1045-1049.
- Plath M, Blum D, Schlupp I et Tiedemann R, 2008. Audience effect alters mating preferences in a live bearing fish, the Atlantic molly, *Poecilia mexicana*. Anim Behav 75:21-29.
- Plath M, Kromuszczyński K et Tiedemann R, 2009. Audience effect alters male but not female mating preferences. Behav Ecol Sociobiol 63:381-390.
- Plath M et Schlupp I, 2008. Parallel evolution leads to reduced shoaling behavior in two cave-dwelling populations of Atlantic mollies (*Poecilia Mexicana*, *Poeciliidae*, *Teleostei*). Environ Biol Fish 82:289-297.
- Pruett-Jones S, 1992. Independent versus nonindependent mate choice: do females copy each other? Amer Nat 140:1000-1009.
- Real L, 1991. Search theory and mate choice. I. Models of single-sex discrimination. Amer Nat 136:376-404.

- Reynolds JD et Gross MR, 1990. Costs and benefits of female mate choice: is there a lek paradox? *Amer Nat* 136:230-243.
- Rosa P, Nguyen V et Dubois F, 2012. Individual differences in sampling behaviour predict social information use in zebra finches. *Behav Ecol Sociobiol* 9: 1259-1265.
- Royle NJ, Hartley IR and Parker GA, 2006. Consequences of biparental care for begging and growth in zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Anim Behav* 72:123-130.
- Schlupp I, Marler C et Ryan MJ, 1994. Benefit to male Sailfin mollies of mating with heterospecific females. *Science* 263:373-374.
- Schlupp I et Ryan MJ, 1997. Male sailfin mollies (*Poecilia latipinna*) copy the mate choice of other males. *Behav Ecol* 8:104-107.
- Sirost E, 2001. Mate-choice copying by females: the advantages of a prudent strategy. *J Evol Biol* 14:418-423.
- Slagsvold T et Lifjeld JT, 1994. Polygyny in birds: the role of competition between females for male parental care. *Amer Nat* 143:59-94.
- Smith SM, 1988. Extra-pair copulations in black-capped chickadees: the role of the females. *Behaviour* 107:15-23.
- Stöhr S, 1998. Evolution of mate-choice copying: a dynamic model. *Anim Behav* 55:893-903.
- Swaddle JP, Cathey MG, Correll M et Hodkinson BP, 2005. Socially transmitted mate preferences in a monogamous bird: a non-genetic mechanism of sexual selection. *Proc R Soc Lond [Biol]* 272:1053-1058.

- ten Cate C et Mug G, 1984. The development of mate choice in zebra finch females. *Behaviour* 90:125-150.
- Trivers RL, 1972. Parental investment and sexual selection. Dans B. Campbell (Éds), *Sexual selection and the descent of man 1871-1971*, pp. 136-179. Aldine publishing company, Chicago.
- Valone TJ, 1989. Group foraging, public information, and patch estimation. *Oikos* 56:357-363.
- Valone TJ et Templeton JJ, 2002. Public information for the assessment of quality: a widespread social phenomenon. *Philos Trans R Soc London [Biol]* 357:1549-1557.
- Velando A, 2002. Experimental manipulation of maternal effort produces differential effects in sons and daughters: implications for adaptive sex ratios in the blue-footed booby. *Behav Ecol* 13(4):443-449.
- Vukomanovic J and Rodd FH, 2007. Size-Dependent Female Mate Copying in the Guppy (*Poecilia reticulata*): Large Females are Role Models but Small Ones are not. *Ethology* 113:579-586.
- Wagner RH, 1991. Evidence that female razorbills control extra-pair copulations. *Behaviour* 118:157-169.
- Witte K, 2006. Time spent with a male is a good indicator of mate preference in female zebra finches. *Ethol Ecol Evol* 18:195-204.
- Zann RA, 1996. *The Zebra Finches: a synthesis of field and laboratory studies*. Oxford University Press, Oxford.

